植 物 分 类 与 资 源 学 报　2011，33（3）：249～259
Plant Diversity and Resources　DOI：10.3724/SP.J.1143.2011.10198

川续断目的花粉演化*

许　腊[1,2]，陆　露[1]，李德铢[1]，王　红[1**]
（1 中科院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室，中国西南野生生物种质资源库，
云南 昆明　650204；2 中国科学院研究生院，北京　100049）

摘要：以 APGIII 定义的川续断目（Dipsacales）忍冬科（Caprifoliaceae）和五福花科（Adoxaceae）为研究对象，基于已有的川续断目分子系统树和花粉形态数据，分析了忍冬科 25 属和五福花科 5 属的花粉形态多样性，采用简约法（Fitch Parsimony）推测花粉祖征和演化式样，寻找共衍征和分类性状。选择花粉萌发孔数目、萌发孔类型、花粉形状、大小和外壁纹饰五个关键性状推断了其演化式样。研究表明：三孔沟、近球形、较小花粉、网状纹饰是川续断目花粉祖征。长球型、中等和较大花粉，以及刺状纹饰是忍冬科的共衍征，支持忍冬科和科下分支为单系群。忍冬科花粉刺状纹饰和五福花科花粉网状纹饰明显将两个科区分开来。通过追溯性状演化分析，支持将七子花属（*Heptacodium*）置于忍冬族（Caprifolieae），以及 *Zabelia* 置于刺续断科的观点。

关键词：川续断目；忍冬科；五福花科；分子系统学；花粉形态；性状演化
中图分类号：Q 949，Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：2095-0845(2011)03-249-11

Evolution of Pollen in the Dipsacales

XU La[1,2]，LU Lu[1]，LI De-Zhu[1]，WANG Hong[1**]
（1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography*；*Germplasm Bank of Wild Species*，*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China；2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100049，China）

Abstract：Following APGIII，the order Dipsacales was divided into the two families，*i.e.* Caprifoliaceae and Adoxaceae. Based on the molecular phylogenetic tree published by Tank and Donoghue in 2010 and pollen data reported previously，pollen diversity of thirty genera in this order was investigated，which represented twenty-five genera in Caprifoliaceae and five genera in Adoxaceae，respectively. Pollen evolution in the Dipsacales was studied by unordered（Fitch）parsimony. This paper lights on the plesiomorphies，synapomorphies and diagnostic pollen characters presented in this order. Key characters were chosen for inferring evolutionary patterns，which were aperture number，aperture type，shape，size and sculpture. Our results showed that Dipsacales presented distinct evolutionary patterns having plesiomorphies like tri-colporate，subspheroidal，small size and reticulate ornamentation. Presences of synapomorphies such as prolate，medium and large size，and echinate have strongly supported the monophyletic position of Caprifoliaceae and its subclades. Under the order，the families Caprifoliaceae and Adoxaceae are readily distinguished from pollen morphology，*i.e.* echinate and reticulate ornamentation respectively. Palynological data were found to be relatively congruent with recent molecular phylogeny，finally，we supported that *Heptocodium* should be put into Caprifoliaceae and *Zabelia* into Morinaceae.

Key words：Dipsacales；Caprifoliaceae；Adoxaceae；Molecular phylogeny；Pollen morphology；Character evolution

* 基金项目：国家重点基础研究发展计划 973 项目（2007CB411603）
** 通迅作者：Author for correspondence；E-mail：wanghong@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2010-11-08，2010-12-06 接受发表
作者简介：许腊（1986-）女，在读硕士生，研究方向：植物系统与进化。E-mail：xula@mail.kib.ac.cn

在最新发表的 APGIII（2009）中，川续断目（Dipsacales）隶属于真菊 II 类（Campanulids），包括五福花科（Adoxaceae）和忍冬科（Caprifoliaceae）。而传统的川续断目则由败酱科（Valerianaceae）、川续断科（Dipsacaceae）、广义忍冬科（Caprifoliaceae *s. l.*）［包括北极花科（Linnaeaceae）、狭义忍冬科（Caprifoliaceae *s. s.*）、锦带花科（Diervillaceae）］和五福花科（Adoxaceae）4 科大约 40 个属组成（Cronquist，1981，1988；Thorne，1983，1992；Zhang 等，2003）。随着分类学和分子系统学研究的不断深入，一些类群的系统位置发生了变化。例如，Cannon 和 Cannon（1984）根据叶和花冠形态研究认为，刺萼参属（*Acanthocalyx*（DC.）Tiegh.）和蓟叶参属（*Cryptothladia*（Bunge）M. J. Cannon）应从刺续断属（*Morina* L.）中分出，此 3 属组成刺续断科（Morinaceae）得到了分子证据支持（Bell 和 Donoghue，2003）。另外，基于 *rbc*L 和 *ndh*F 分子片段的研究支持将北极花科、狭义忍冬科和锦带花科分别变为北极花族（Linnaeeae）、忍冬族（Caprifolieae）和锦带花族（Diervilleae），由这 3 族组成广义忍冬科（Donoghue 等，1992；Chase 等，1993；Olmstead 等，1993；Backlund 和 Bremer，1997；Pyck 等，1999；Olmstead 等，2000；Bell 等，2001；Zhang 等，2003）。然而，分子系统学研究表明，广义忍冬科是并系（Donoghue 等，1992；Backlund 和 Bremer，1997；APG，1998；Backlund 和 Pyck，1998；Donoghue 等，2001）。因此，APGII 将败酱科、川续断科和刺续断科并入忍冬科，由此该科成为单系。由于北极花族、忍冬族、锦带花族、败酱科、川续断科和刺续断科都是单系群，这些类群的拉丁学名均被延续使用，用以定义相应 6 个分支，而忍冬科则包括此 6 个分支（图 1）（Bell 等，2001；Donoghue 等，2001；APGⅡ，2003；APG Ⅲ，2009；Tank 和 Donoghue，2010）。

系统学各分支学科研究，包括形态学、孢粉学、胚胎学、花发育、细胞学和分子系统学都提出荚蒾属（*Viburnum* L.）、接骨木属（*Sambucus* L.）与五福花属（*Adoxa* L.）具有较近缘的关系，并支持前面两属从忍冬科移至五福花科（Davis，1966；Donoghue，1985；Erbar，1994；Roels 和 Smets，1994；Backlund 和 Bremer，1997；Eriksson 和 Donoghue，1997；Benko-Iseppon 和 Morawetz，2000；刘建全等，2000；Bremer 等，2001；Donoghue 等，2001；张文蘅等，2001；Zhang 等，2003；毛康珊等，2005）。川续断目是否为单系类群曾备受争议，并且五福花科与忍冬科，或与真菊 II 类的菊目（Asterales）、伞形目（Apiales）等之间的亲缘关系均未得到很好支持（Backlund 和 Donoghue，1996；Backlund 和 Bremer，1997；Bell 等，2001）。因此，APG（1998）中五

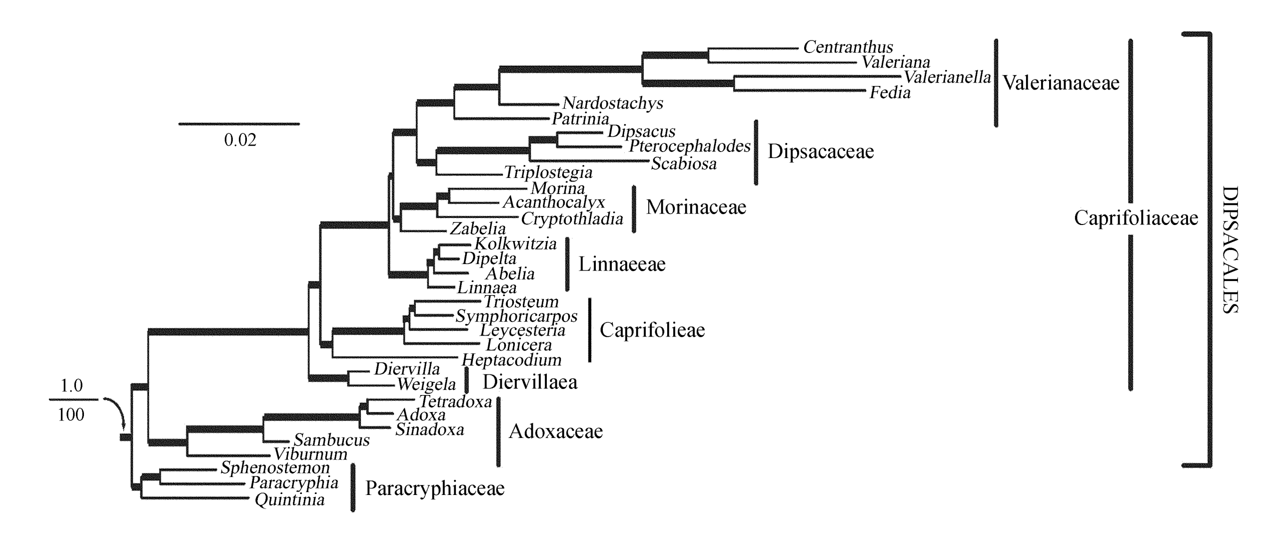


图 1　川续断目分子系统树（Tank 和 Donoghue，2010）。图中位于北极花族和锦带花族之间的一支单系为忍冬族（为作者标注）

Fig. 1　Molecular phylogenetic tree of Dipsacales (Tank and Donoghue, 2010). The clade between Diervilleae and Linnaeeae is Caprifolieae, showed by authors

福花科被移出川续断目，使之在真菊 II 类中成为系统位置未确定的科。但此后，分子系统学和形态学研究认为五福花科与忍冬科为姐妹群（Bell 等，2001；Bremer 等，2001；Donoghue 等，2001；Bremer 等，2002；Zhang 等，2003）。因而，APG II（2003）中五福花科又被重新移入川续断目，至此该科系统位置及属间关系趋于稳定。

随着 APGII 和 APGIII 的相继发表，川续断目系统学主要框架已经确定，但有些属，如七子花属（*Heptacodium* Rehder）和刺续断属等系统位置仍存在疑问（Bell 等，2001；Lundberg，2001；Winkworth 等，2008a，b；Tank 和 Donoghue，2010）。在真菊 II 类最新的分子系统学研究中（Tank 和 Donoghue，2010），川续断目的系统关系得到了很好解决，绝大多数分支的贝叶斯后验概率超过 95%、极大似然法靴带支持率超过 75%。七子花属、双参属（*Triplostegia* Wall. ex DC.，川续断科）和 *Zabelia* 属（刺续断科）等系统位置进一步明确，同时依据该分子系统树，推测了花对称性演化规律（Tank 和 Donoghue，2010）。

前人对川续断目约 40 属的花粉形态做了报道（主要花粉文献参见附录 1）。在五福花科中，对狭义五福花科、荚蒾属和接骨木属部分种的花粉形态进行了观察（Punt 等，1974；Reitsma 和 Reuver，1975；吴征镒，1981；Donoghue，1985；王为义和黄荣福，1987；狄维忠等，1993；Perveen 和 Qaiser，2007a）；而对广义忍冬科、败酱科、川续断科和刺续断科的花粉形态也有较详细的研究（Punt 等，1974；Clarke 和 Jones，1977，1981；Clarke，1978；Patel 和 Skvarla，1979；Blackmore 和 Cannon，1983；胡嘉琪和贺超兴，1988；Peerveen 和 Qaiser，2007a，b）。

在川续断目中花粉形态特征具有一定的系统学价值，被用于探讨其系统演化关系。在忍冬科中，研究认为，广义忍冬科北极花族、黄锦带族和忍冬族的花粉形态较为一致（胡嘉琪和贺超兴，1988）；但外壁纹饰表现出复杂的多样性，支持这 3 族为并系（Perveen 和 Qaiser，2007a）。在五福花科中，华福花属花粉及维管束特征较为复杂，该属应为狭义五福花科中最晚分化的（毛康珊等，2005；吴征镒，1981；王为义和黄荣福，1987）。然而，根据最新的分子证据认为，华福花属是最早分化出来（Tank 和 Donoghue，2010）。由此可见，形态数据和分子数据有一定的冲突；同时，传统形态学研究在确定性状的祖征和衍征上存在一定的局限性。

在川续断目的花粉演化方面，Donoghue（1985）研究了 63 种荚蒾属植物花粉形态，并推测了其外壁纹饰演化趋势，认为是从光滑的网脊到瘤状突起的网脊，再到瘤状突起的基柱。一些学者的观点（狄维忠，1993；Bohnke-Gutlein 和 Weberling，1981）与 Donoghue（1985）存在争议。到目前为止，川续断目除荚蒾属植物外的其它类群，以及以该目为单元，在科级水平研究它们的花粉演化未见报道。

本研究基于 Tank 和 Donoghue（2010）的分子系统树和已有报道的川续断目花粉形态数据，选择花粉关键性状推断其演化式样。主要目的是：1）展示该目的花粉多样性；2）确定花粉的祖征和衍征；3）寻找共衍征；4）寻找关键分类性状用于类群的系统分类和演化关系的研究。

1 材料和方法

选择 Tank 和 Donoghue（2010）川续断目分子系统树作为依据，选取了 30 个代表类群，其中忍冬科 25 属和五福花科 5 属，以及 3 个外类群，涵盖了该分子系统树以属为单元的所有研究类群。Paracryphiaceae 是川续断目最近的姐妹群，选择了该科全部 3 属（*Paracryphia* Baker f.、*Quintinia* A. DC. 和 *Sphenostemon* Baill.）作为外类群。所有研究类群的花粉形态数据均参考前人的孢粉学研究结果，基本信息及所引花粉文献见附录 1。

选择了 5 个关键花粉形态性状进行编码并推断其演化式样，即：萌发孔数目、萌发孔类型、花粉形状、花粉大小和外壁纹饰。性状分类依据川续断目花粉文献中对这些性状的界定，性状编码间无顺序和权重。用数字（0、1、2、3、4、5）代表性状状态。操作中，总是把第一个性状状态编码成“0”。如果某类群的某一性状数据未知，则用“?”表示。如果某类群的某一性状为多态，则用括号括住所有状态，如“（0 1）”。性状分类和编码参见附录 2 和附录 3。分析软件采用 Mesquite（Maddison 和 Maddison，2009），将系统树和性状编码矩阵导入以后，利用简约法（Trace：Trace character history：Parsimony ancestral states）进行推断，并将花粉性状标注在系统树上，得到各性状的演化图。每一个性状独立进行演化推断，各性状的编码数据不影响其它性状的演化推断。孢粉学术语依据 Punt 等（2007）和韦仲新（2004）。

类群的中文名依据《中国植物志》（邱莲卿等，1986；邱莲卿和王汉津，1986；邱莲卿，1988；徐炳声等，1988）。

2　结果

在川续断目中，所选性状演化样式清晰，祖征明确。但是，除萌发孔数目外，其它 4 个性状均有模棱两可的演化节点。该目萌发孔数目较为保守；萌发孔类型和花粉形状多样性高但共衍征较少；而花粉大小和外壁纹饰则有共衍征。

花粉萌发孔数目以三孔为主。川续断目中，三萌发孔是祖征（图 2）。二萌发孔演化 4 次，分别在忍冬属（*Lonicera* L.）、五福花属、接骨木属和荚蒾属中。多萌发孔（4 ~ 5 孔）演化 3 次，分别在荚蒾属、北极花属（*Linnaea* L.）和忍冬属中。此五属萌发孔数目为多态性状，均含祖征状态三萌发孔。

萌发孔类型以孔沟型（colporate）为主，孔沟型是祖征（图 3）。沟（colpate）可能演化了 7 次。其中 3 次在败酱科中，两次在川续断科中，另两次在忍冬族中。败酱科和川续断科中的 5 次演化可能是一次起源，并且沟型萌发孔是败酱科–川续断科分支的共衍征（synapomorphy）。孔（porate）在莛子藨属（*Triosteum* L.）演化一次。具内孔的孔（pororate）演化 3 次，分别在川续断属（*Dipsacus* L.）、刺续断属和黄锦带花属（*Diervilla* Mill.）中。川续断属、莛子藨属、忍冬属和黄锦带花属为多态性状（polymorphy），且包含祖征孔沟型。萌发孔类型从孔沟型向其它类型（沟、孔和具内孔的孔）的演化趋势均存在忍冬科中；而五福花科五属都是孔沟型。

花粉形状以近球形为主（P/E 比值 0.88 ~ 1.13），为该性状的祖征（图 4）。扁球形（oblate，P/E 比值小于 0.88）共演化 12 次。其中两次在败酱科，一次在川续断科，3 次在北极花族，两次在忍冬族，一次在锦带花族，另 3 次在五福花科中。长球形（P/E 比值大于 1.13）共演化 8 次。其中，一次在败酱科，两次在川续断科，两次在刺续断科，另 3 次在五福花科中。长球形花粉是（刺续断属–刺萼参属）–蓟叶参属分支（刺续断科）的共衍征，也可能是刺续断科的共衍征。花粉形状中有 11 属为多态性状，均含近球形祖征。

花粉大小的祖征是较小花粉（小于 25 μm）（图 5）。花粉中等大小共演化 10 次。其中，两次在败酱科，一次在北极花族中，两次在忍冬族，一次在锦带花族中，另 4 次在五福花科中。花粉中等大小（25 ~ 50 μm）分别是北极花族和锦带花族的共衍征。较大花粉可能演化了 3 次，

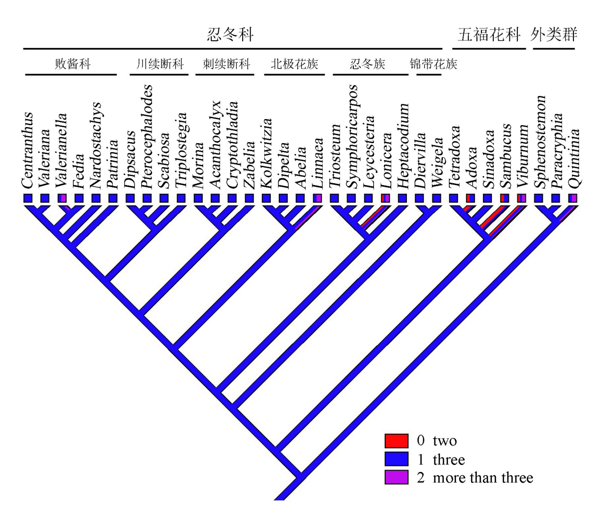


图 2　川续断目花粉萌发孔数目的性状演化，基于 Tank 和 Donoghue（2010）的系统树。右下角为图例，其数字为编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 2　Inference of evolution of aperture number in Dipsacales, based on Tank and Donoghue (2010). The coding and its meaning were showed in legend

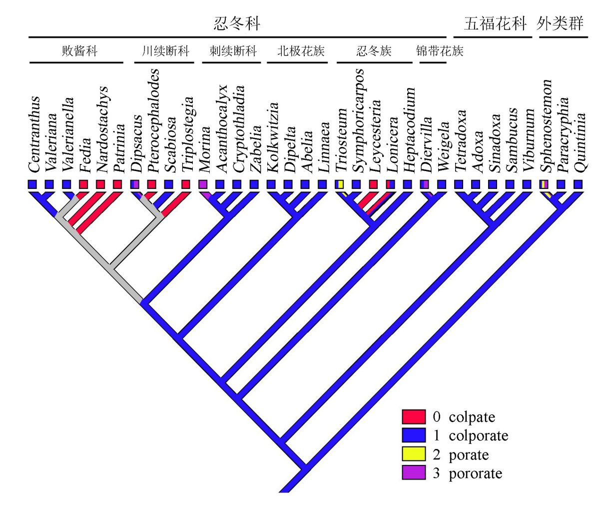


图 3　川续断目花粉萌发孔类型的性状演化，基于 Tank 和 Donoghue（2010）的系统树。图中灰色表示模棱两可的演化路径；右下角为图例，其数字为编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 3　Inference of evolution of aperture type in Dipsacales, based on Tank and Donoghue (2010). Gray was used for equivocality; the coding and its meaning were showed in legend

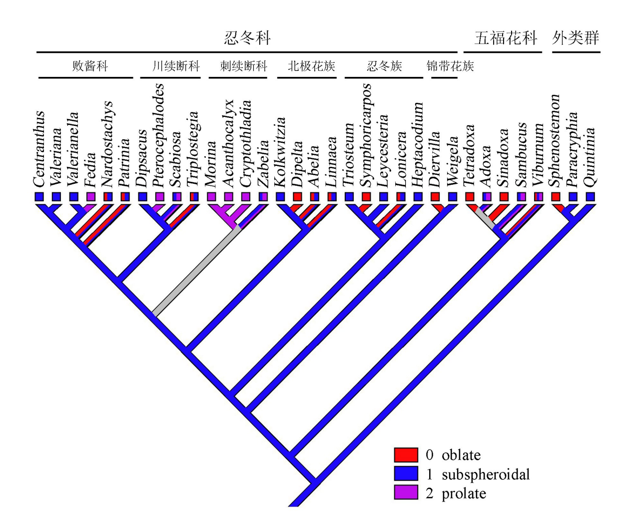


图 4　川续断目花粉形状的性状演化，基于 Tank 和 Donoghue（2010）的系统树。图中灰色表示模棱两可的演化路径；右下角为图例，其数字为编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 4　Inference of evolution of pollen shape in Dipsacales, based on Tank and Donoghue (2010). Gray was used for equivocality; the coding and its meaning were showed in legend

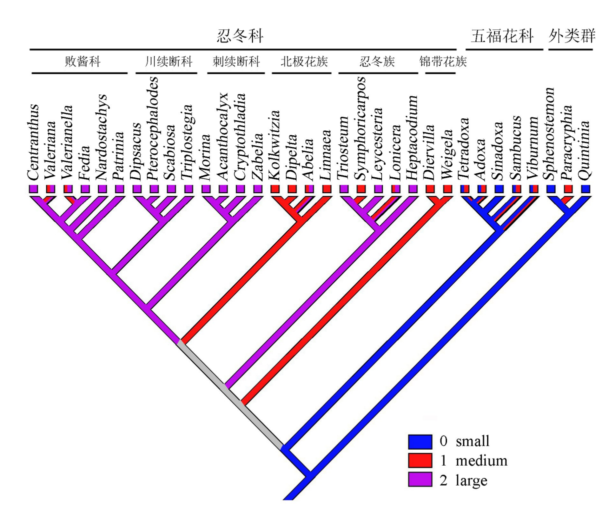


图 5　川续断目花粉大小的性状演化，基于 Tank 和 Donoghue（2010）的系统树。图中灰色表示模棱两可的演化路径；右下角为图例，其数字为编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 5　Inference of evolution of pollen size in Dipsacales, based on Tank and Donoghue (2010). Gray was used for equivocality; the coding and its meaning were showed in legend

分别在（败酱科–川续断科）–刺续断科分支、六道木属（*Abelia* R. Br.）和忍冬族中。较大花粉（>50 μm）是（败酱科–川续断科）–刺续断科分支和忍冬族的共衍征。中等大小或较大花粉可能是忍冬科共衍征。在该性状中，有 8 属是多态性状，其中忍冬科 4 属含中等和较大花粉，另五福花科 4 属含较小和中等花粉。

花粉外壁纹饰的祖征是网状纹饰（图 6）。

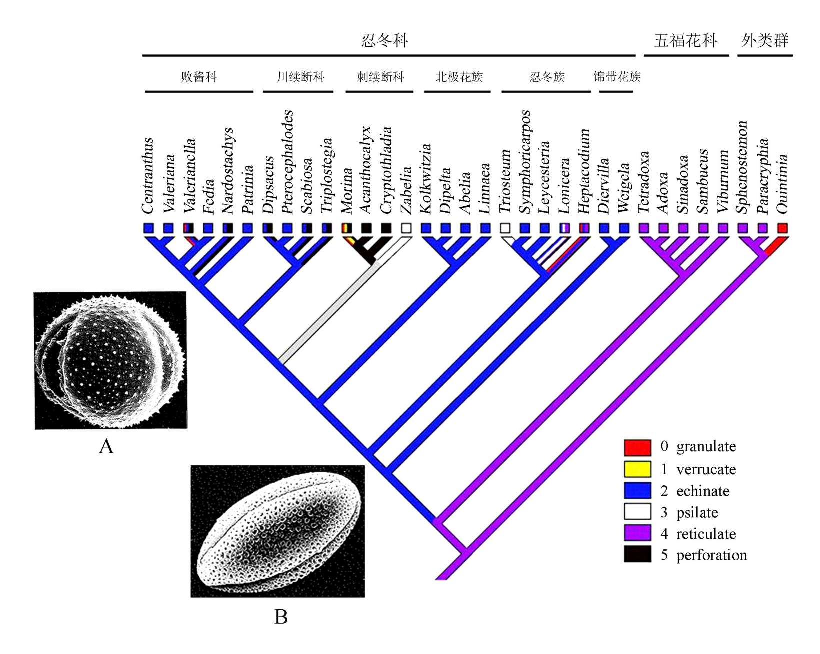


图 6　川续断目花粉外壁纹饰的性状演化，基于 Tank 和 Donoghue（2010）的系统树。图中灰色表示模棱两可的演化路径；右下角为图例，其数字为编码，英文标注为编码所代表的性状状态。图左 A 是缬草属（*Valeriana*）的刺状花粉（Clarke，1978），B 是五福花属的网状花粉（Donoghue，1985）

Fig. 6　Inference of evolution of pollen ornamentations in Dipsacales, based on Tank and Donoghue (2010). Gray was used for equivocality; the coding and its meaning were showed in legend. A: echinate pollen in *Valeriana* (Clarke, 1978); B: reticulate pollen in *Adoxa* (Donoghue, 1985)

五福花科都是网状纹饰，它保留了祖征状态。刺状纹饰演化一次，它是忍冬科共衍征。颗粒状纹饰共演化 3 次，分别在野莴苣属（*Valerianella* Mill.）、刺续断属和七子花属中。疣状纹饰只在刺续断属中发生，为自衍征。光滑外壁演化 3 次，分别在 *Zabelia*、莛子藨属和忍冬属中。穿孔型纹饰演化 6 次，其中两次在败酱科，3 次在川续断科，一次在刺续断科。穿孔型纹饰是（刺续断属-刺萼参属）-蓟叶参属分支的共衍征，也是刺续断科可能的共衍征。在七子花属中，网状纹饰来自逆演化。在外壁纹饰里，共有 8 属为多态性状，全部存在于忍冬科中。

3 讨论

3.1 川续断目的花粉形态与系统分类

到目前为止，川续断目以其花冠蜜腺、三或多心皮等共衍征支持该目为单系；目下各类群的系统关系已经基本稳定（Bell 等，2001；Bremer 等，2001；Donoghue 等，2001；APG Ⅱ，2003）。同时忍冬科和五福花科形态学上具有相似的特征，如对生叶、下位子房、三核花粉等（Albach 等，2001），也说明两科较近缘。但在花粉形态方面，忍冬科和五福花科花粉大小、外壁纹饰和外壁层次等差异显著，而它们具有相似的以三孔沟为主的萌发孔在真双子叶（Eudicots）中又普遍存在（Furness 和 Rudall，2004）。这也从旁证明川续断目系统演化的复杂性（Bell 和 Donoghue，2005；Moore 和 Donoghue，2007）。

APGII 和 APGIII 将败酱科、川续断科和刺续断科并入忍冬科。我们的研究表明，刺状纹饰是忍冬科的共衍征，因而支持上述观点。在忍冬科内，花粉形态数据还支持某些分支间的关系。例如，Clarke 和 Jones（1981）、Backlund 和 Nilsson（1997）根据萌发孔类型、外壁层次和纹饰等，认为败酱科和川续断科较近缘。沟状萌发孔可能是败酱科-川续断科分支的共衍征，可为该单系群提供一定支持。此外，花粉形态有助于界定刺续断科（但是传统分类没有将 *Zabelia* 包括进来）（Blackmore 和 Cannon，1983；Thorne，1992）。长球形和穿孔状纹饰可能是刺续断科共衍征，在一定程度上支持它为单系。另外，简化柱状层和多种子二裂蒴果（Pyck 等，1999）等性状可用来定义锦带花族。该族柱状层较简单，而忍冬科其它类群多为长分枝状密集柱状层（Donoghue，1985；胡嘉琪和贺超兴，1988；Backlund 和 Pyck，1998）。

在忍冬科下属的分类中，我们的研究支持 Tank 和 Donoghue（2010）中七子花属和 *Zabelia* 的系统位置。七子花属花粉近球形，具颗粒状、刺状和网状纹饰；而刺续断科花粉长球形，多为穿孔型纹饰；忍冬族花粉为近球形至扁球形，具刺状、网状和光滑纹饰（Blackmore 和 Cannon，1983；Donoghue，1985；胡嘉琪和贺超兴，1988；徐根娣等，2006）。因此，七子花属花粉更相似于忍冬族，支持七子花属放入忍冬族。另外，*Zabelia* 曾被归入六道木属，但胡嘉琪和贺超兴（1988）认为花粉形态支持原 *Zabelia* 组从六道木属中分离，单独成立 *Zabelia*。根据分子证据，Tank 和 Donoghue（2010）将它归入刺续断科。*Zabelia* 为光滑纹饰，六道木属为刺状纹饰，前者花粉粒大于后者（Erdtman，1971；Donoghue，1985；胡嘉琪和贺超兴，1988）。刺续断科花粉较大，而六道木属所在北极花族多为中等大小（Punt 等，1974；Blackmore 和 Cannon，1983；Donoghue，1985）。相比而言，*Zabelia* 和六道木属花粉区别较大，更适合将前者放入刺续断科。Backlund 和 Nilsson（1997）通过比较双参属、败酱科和川续断科的花粉形态，认为双参属花粉更类似于败酱科，应放入该科中，这与 Backlund 和 Bremer（1997）的分子系统学结果一致。但此后，分子系统学研究将双参属放入川续断科（Zhang 等，2003；Winkworth 等，2008a，b；Tank 和 Donoghue，2010）。而花粉形态学研究表明，双参属区别于川续断科却与败酱科相似，如具有颗粒状沟膜等。

在五福花科的系统分类中，花粉形态也具有一定的系统学意义。本研究表明，五福花科孔沟型萌发孔和网状纹饰高度一致，支持分子系统学对五福花科的界定（刘建全等，2000；张文蘅等，2001；Zhang 等，2003）。花粉形态支持五福花属、四福花属和华福花属 3 属组成狭义五福花科（吴征镒，1981）。同时，接骨木属和荚蒾属花粉网状纹饰和细长外沟与五福花属非常相似，支持接骨木属和荚蒾属移至五福花科；但它们与忍冬科区

别很大（Punt 等，1974；Donoghue，1985）。

3.2 川续断目花粉多样性和演化

本研究显示，忍冬科和五福花科花粉演化式样不同。忍冬科花粉多样性较高，有 7 个共衍征。扁球形和长球形花粉在该科中有多次平行演化，花粉形状为非同源相似（homoplastic）。较大花粉是（败酱科–川续断科）–刺续断科分支的共衍征，该分支植物多为草本，而忍冬科其它分支多为乔木或灌木（参见附录 1）。在被子植物很多类群中，包括真菊 II 类，花粉大小与其功能相适应（Torres，2000；Aguilar 等，2002；Fernández 等，2009）。例如：菊科花粉大小和雌蕊长度正相关，这与花粉提供花粉管营养穿过花柱有关（Torres，2000）。忍冬科花粉为较大或中等大小，大多数植物花柱较长（邱莲卿等，1986；邱莲卿和王汉津，1986；邱莲卿，1988；徐炳声等，1988），此相关性值得深入研究。忍冬科花粉主要是刺状纹饰，且为该科共衍征。菊科刺状纹饰有长有短、分布形式多样（Meo，2005；Blackmore 等，2009），而忍冬科与菊科不同，多为短刺状，分布较为均匀（Clarke 和 Jones，1981；Blackmore 和 Cannon，1983；Donoghue，1985；Perveen 和 Qaiser，2007a，b）。

在五福花科中，扁球形花粉可能是狭义五福花科（包括五福花属、四福花属和华福花属）共衍征。本研究未发现整个五福花科的共衍征。该科花粉萌发孔类型和外壁纹饰均为孔沟型和网状纹饰，保留祖征状态。而萌发孔数目、花粉形状和大小多样性较高，衍征多存在于多态性状中。五福花科位于川续断目基部，枝长较短，说明其分化时间较短（毛康珊等，2005；Tank 和 Donoghue，2010）。

综上所述，川续断目花粉多样性较高，演化式样较为清晰，5 个性状祖征明确。在本研究中也发现一些模棱两可的节点，表明花粉演化的复杂性，而目前可依据的古孢粉证据较少（Bell 和 Donoghue，2005；Martínez Millán，2010）。此外，为了进一步认识整个川续断目的花粉演化，应在更大尺度上（如真菊 II 类中）进行研究。同时，该目下一些属，如：忍冬属、荚蒾属等的花粉具有很高的多样性，其花粉演化规律有待更深入的研究。

致谢 美国爱达荷大学的 David Tank 博士惠赠研究论文；英国爱丁堡皇家植物园的 Stephen Blackmore 教授和 Alexandra Wortley 博士与作者进行有益的讨论，并提供文献和花粉材料方面的帮助。

〔参 考 文 献〕

韦仲新，2004. 种子植物花粉电镜图志［M］. 昆明：云南科学技术出版社，150—161

邱莲卿，1988. 五福花科［A］. 中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**73**（1）：1—284

邱莲卿，贺士元，刑其华等，1986. 川续断科［A］. 中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**73**（1）：47—84

邱莲卿，王汉津，1986. 败酱科［A］. 中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**73**（1）：7—47

徐炳声，胡嘉琪，王汉津，1988. 忍冬科［A］. 中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**72**：1—284

Aguilar R，Bernardello G，Galetto L，2002. Pollen-pistil relationships and pollen size-number trade-off in species of the tribe Lycieae（Solanaceae）［J］. *Journal of Plant Research*，**115**（5）：335—340

Albach D，Soltis P，Soltis D *et al*.，2001. Phylogenetic analysis of Asterids based on sequences of four genes［J］. *Annals of the Missouri Botanical Garden*，**88**（2）：163—212

APG，1998. An ordinal classification for the families of flowering plants［J］. *Annals of the Missouri Botanical Garden*，**85**（4）：531—553

APG Ⅱ，2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants：APG Ⅱ［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**141**：399—436

APG Ⅲ，2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants：APG Ⅲ［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**161**：105—121

Backlund A，Bremer B，1997. Phylogeny of the Asteridae *s. str.* based on *rbc*L sequences，with particular reference to the Dipsacales［J］. *Plant Systematics and Evolution*，**207**（3）：225—254

Backlund A，Donoghue M，1996. Morphology and phylogeny of the order Dipsacales［A］. In：Backlund，editor. *Phylogeny of Dipsacales*［M］. Uppsala，Sweden：Uppsala University，1—55

Backlund A，Nilsson S，1997. Pollen morphology and the systematic position of *Triplostegia*（Dipsacales）［J］. *Taxon*，**46**（1）：21—31

Backlund A，Pyck N，1998. Diervillaceae and Linnaeaceae，two new families of Caprifolioids［J］. *Taxon*，**47**（3）：657—661

Bell C，Donoghue M，2003. Phylogeny and biogeography of Morinaceae（Dipsacales）based on nuclear and chloroplast DNA sequences［J］. *Organisms Diversity & Evolution*，**3**：227—237

Bell C，Donoghue M，2005. Dating the Dipsacales：comparing mode-

ls, genes, and evolutionary implications [J]. *American Journal of Botany*, **92** (5): 284—296

Bell C, Edwards E, Kim S *et al*., 2001. Dipsacales phylogeny based on chloroplast DNA sequences [J]. *Harvard Papers in Botany*, **6** (2): 481—500

Benko-Iseppon A, Morawetz W, 2000. Viburnales: cytological features and a new circumscription [J]. *Taxon*, **49** (1): 5—16

Blackmore S, Cannon M, 1983. Palynology and systematics of Morinaceae [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **40** (3): 207—226

Blackmore S, Wortley AH, Skvarla JJ *et al*., 2009. Evolution of pollen in the Compositae [A]. In: Funk, editor. *Systematics, Evolution & Biogeography of the Compositae* [M]. Vienna: IAPT, 65—74

Bohnke-Gutlein E, Weberling F, 1981. Palynologische Untersuchungen an Caprifoliaceae: 1. Sambuceae, Viburneae und Diervilleae [J]. *Abh Math Naturwiss Klasse Akad Wiss Lit Mainz*, **34**: 1—7

Bremer B, Bremer K, Heidari N *et al*., 2002. Phylogenetics of Asterids based on 3 coding and 3 non-coding chloroplast DNA markers and the utility of non-coding DNA at higher taxonomic levels [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **24** (2): 274—301

Bremer K, Backlund A, Sennblad B *et al*., 2001. A phylogenetic analysis of 100+ genera and 50+ families of Euasterids based on morphological and molecular data with notes on possible higher level morphological synapomorphies [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **229** (3): 137—169

Cannon M, Cannon J, 1984. A revision of the Morinaceae (MagnoIiophyta-Dipsacales) [J]. *British Museum (Natural History)*, **12**: 1—35

Chase M, Soltis D, Olmstead R *et al*., 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbc*L [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**: 528—580

Clarke G, 1978. Pollen morphology and generic relationships in the Valerianaceae [J]. *Grana*, **17** (2): 61—75

Clarke G, Jones M, 1977. The northwest European pollen flora: 16. Valerianaceae [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **24**: 155—179

Clarke G, Jones M. 1981. The northwest European pollen flora: 21. Dipsacaceae [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **33**: 1—25

Cronquist A, 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants* [M]. New York: Columbia University Press

Cronquist A, 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants* [M], second ed. New York: Houghton Mifflin Company

Davis G, 1966. *Systematic Embryology of the Angiosperms* [M]. New York: Wiley

Di WZ (狄维忠), Ren Y (任毅), Wang GR (王国瑞), 1993. A study on pollen morphology of the genus *Viburnum* from China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **31** (2): 153—161

Dickison W, Baas P, 1977. The morphology and relationships of *Paracryphia* (Paracryphiaceae) [J]. *Blumea*, **23** (2): 417—438

Donoghue M, 1985. Pollen diversity and exine evolution in *Viburnum* and the Caprifoliaceae *sensu lato* [J]. *Journal of the Arnold Arboretum*, **66**: 421—469

Donoghue M, Eriksson T, Reeves P *et al*., 2001. Phylogeny and phylogenetic taxonomy of Dipsacales, with special reference to *Sinadoxa* and *Tetradoxa* (Adoxaceae) [J]. *Harvard Papers in Botany*, **6** (2): 459—480

Donoghue M, Olmstead R, Smith J *et al*., 1992. Phylogenetic relationships of Dipsacales based on *rbc*L sequences [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **79** (2): 333—345

Erbar C, 1994. Contributions to the affinities of *Adoxa* from the viewpoint of floral development [J]. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, **116**: 259—282

Erdtman G, 1971. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy: Angiosperms* [M]. New York: Hafner Publishing Company

Eriksson T, Donoghue M, 1997. Phylogenetic relationships of *Sambucus* and *Adoxa* (Adoxoideae, Adoxaceae) based on nuclear ribosomal ITS sequences and preliminary morphological data [J]. *Systematic Botany*, **22** (3): 555—573

Feng XF (冯学锋), Ai TM (艾铁民), Xu HN (徐海宁), 2000. A study on pollen morphology of *Dipsacus* [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica* (中国中药杂志), **25** (7): 394—401

Fernández V, Galetto L, Astegiano J, 2009. Influence of flower functionality and pollination system on the pollen size-pistil length relationship [J]. *Organisms Diversity & Evolution*, **9** (2): 75—82

Furness C, Rudall P, 2004. Pollen aperture evolution-a crucial factor for eudicot success? [J]. *Trends in Plant Science*, **9** (3): 154—158

Hu CC (胡嘉琪), He STBZ (贺超兴), 1988. Pollen morphology of Caprifoliaceae from china and its taxonomic significance [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **26** (5): 343—352

Kodela P, 2006. Pollen morphology of some rainforest taxa occurring in the Illawarra region of New South Wales, Australia [J]. *Telopea*, **11** (3): 346—389

Liu JQ (刘建全), Chen ZD (陈之端), Lu AM (路安民), 2000. The phylogenetic relationships of an endemic genus *Sinadoca* in the Qinhai-Xizang plateau: Evidence from its sequence analysis [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **42** (6): 656-658

Lundberg J, 2001. Phylogenetic studies in the Euasterids II with particular reference to Asterales and Escalloniaceae [A]. *Acta Universitatis Upsaliensis (Comprehensive Summaries of Uppsala Dis-*

sertations from the Faculty of Science and Technology) [M], **676**: 1—38

Maddison W, Maddison D, 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.6. Computer program and documentation distributed by the author [OL]. http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html

Mao KS (毛康珊), Yao XL (姚醒蕾), Huang ZH (黄朝晖), 2005. Molecular phylogeny and species speciation of Adoxaceae s.s. [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **27** (6): 620—628

Martínez Millán M, 2010. Fossil record and age of the Asteridae [J]. *The Botanical Review*, **76** (1): 83—135

Mayer V, Ehrendorfer F, 2000. Fruit differentiation, palynology, and systematics in *Pterocephalus* Adanson and *Pterocephalodes*, gen. nov. (Dipsacaceae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **132** (1): 47—78

Meo A, 2005. *Palynological Studies of Selected Genera of the Tribes of Asteraceae from Pakistan* [M]. In: Department of Biological Sciences. Islamabad: Quaid-i-Azam University, 1—227

Moore B, Donoghue M, 2007. Correlates of diversification in the plant clade Dipsacales: geographic movement and evolutionary innovations [J]. *American Naturalist*, **170** (2): 28—55

Olmstead R, Bremer B, Scott K *et al.*, 1993. A parsimony analysis of the Asteridae *sensu lato* based on *rbc*L sequences [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80** (3): 700—722

Olmstead R, Kim K, Jansen R *et al.*, 2000. The phylogeny of the Asteridae *sensu lato* based on chloroplast *ndh*F gene sequences [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **16**: 96—112

PatelV, Skvarla J, 1979. Valerianaceae pollen morphology [J]. *Pollen et Spores*, **21**: 81—103

Perveen A, Qaiser M, 2007a. Pollen flora of Pakistan-LV. Caprifoliaceae [J]. *Pakistan Journal of Botany*, **39** (5): 1393—1401

Perveen A, Qaiser M, 2007b. Pollen flora of Pakistan LVI. Valerianaceae [J]. *Pakistan Journal of Botany*, **39** (6): 1889—1896

Punt W, Hoen P, Blackmore S *et al.*, 2007. Glossary of pollen and spore terminology [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **143** (1-2): 1—81

Punt W, Reitsma T, Reuvers A, 1974. The northwest European pollen flora. 2. Caprifoliaceae [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **17** (3-4): 5—29

Pyck N, Roels P, Smets E, 1999. Tribal relationships in Caprifoliaceae: evidence from a cladistic analysis using *ndh*F sequences [J]. *Systematics and Geography of Plants*, **69** (2): 145—159

Reitsma T, Reuvers A, 1975. The northwest European Pollen Flora, 4. Adoxaceae [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **19**: 71—74

Roels P, Smets E, 1994. A comparative floral ontogenetical study between *Adoxa moschatellina* and *Sambucus ebulus* [J]. *Belgian Journal of Botany*, **127** (2): 157—170

Tank D, Donoghue M, 2010. Phylogeny and phylogenetic nomenclature of the Campanulidae based on an expanded sample of genes and taxa [J]. *Systematic Botany*, **35** (2): 425—441

Thorne R, 1983. Proposed new realignments in the Angiosperms [J]. *Nordic Journal of Botany*, **3** (1): 85—117

Thorne R, 1992. Classification and geography of the flowering plants [J]. *The Botanical Review*, **58** (3): 225—327

Torres C, 2000. Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae [J]. *Sexual Plant Reproduction*, **12** (6): 365—370

Wang WY (王为义), Huang RF (黄荣福), 1987. An anatomical examination of *Sinadoxa corydalifolia* as compared with *Adoxa moschatellica* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **7** (1): 6—11

Winkworth R, Bell C, Donoghue M, 2008a. Mitochondrial sequence data and Dipsacales phylogeny: mixed models, partitioned Bayesian analyses, and model selection [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **46** (3): 830—843

Winkworth R, Lundberg J, Donoghue M, 2008b. Toward a resolution of Campanulid phylogeny, with special reference to the placement of Dipsacales [J]. *Taxon*, **57** (1): 53—65

Wu CY (吴征镒), 1981. Another new genus of Adoxaceae, with special references on the infrafamiliar evolution and the systematic position of the family [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **3** (4): 383—388

Xu GD (徐根娣), Shao LX (邵邻相), Hao CY (郝朝运) *et al.*, 2006. A study on the leaf epiderm is and the pollen morphology of *Heptacodium miconioides* [J]. *Journal of Zhejiang Normal University* (Nat Sci) (浙江师范大学学报 (自然科学版)), **29** (4): 344—744

Zhang WH, Chen ZD, Li JH *et al.*, 2003. Phylogeny of the Dipsacales *s. l.* based on chloroplast *trn*L-F and *ndh*F sequences [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26** (2): 176—189

Zhang WH (张文蘅), Chen ZD (陈之端), Chen HB (陈虎彪) *et al.*, 2001. Phylogenetic relationships of the disputed genus *Triplostegia* based on *trn*L-F sequences [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **39** (4): 337—344

Zhu L (朱丽), Xie M (谢明), Wang GJ (王桂娟) *et al.*, 2007. Observation of micro-morphology of pollen of 4 loniceres [J]. *Jilin Forestry Science and Technology* (吉林林业科技), **36** (4): 10—11, 47

附录1 代表类群信息（包括外类群）和引用的花粉文献。各属的生活型和分布区信息引自《中国植物志》、eFlora等

Appendix 1 Representatives and their pollen references. Information about their biotype and distribution was referred from Flora Reipublicae Popularis Sinicae, eFlora and so on.

科名 Family	属名 Genus	生活型 Biotype	分布 Distribution	花粉编码所引文献 References of pollen data
五福花科 Adoxaceae	五福花属 *Adoxa*	多年生草本	北温带的北美、欧洲和亚洲	Reitsma 和 Reuvers, 1975; Donoghue, 1985; 王为义和黄荣福, 1987
	接骨木属 *Sambucus*	落叶乔木或灌木，少多年生高大草本	遍布北半球温带和亚热带地区	Punt 等, 1974; Donoghue, 1985
	华福花属 *Sinadoxa*	多年生草本	青海	王为义和黄荣福, 1987
	四福花属 *Tetradoxa*	多年生草本，具匍匐近块根状根茎	四川	吴征镒, 1981
	荚蒾属 *Viburnum*	灌木或小乔木	分布于温带和亚热地区，亚洲和南美洲种类较多	Punt 等, 1974; Donoghue, 1985; 狄维忠等, 1993; Perveen and Qaiser, 2007a
忍冬科 Caprifoliaceae	六道木属 *Abelia*	落叶灌木，少有常绿灌木	中国、日本、中亚及墨西哥等	Donoghue, 1985; 胡嘉琪和贺超兴, 1988
	刺萼参属 *Acanthocalyx*	草本	中国-喜马拉雅地区	Blackmore 和 Cannon, 1983
	排草属 *Centranthus*	一年生或多年生草本或小灌木	南欧	Clarke 和 Jones, 1977; Clarke, 1978; Patel 和 Skvarla, 1979
	蓟叶参属 *Cryptothladia*			Blackmore 和 Cannon, 1983
	黄锦带花属 *Diervilla*	落叶灌木	北美洲东部	Donoghue, 1985
	双盾木属 *Dipelta*	落叶直立灌木	中国	Donoghue, 1985; 胡嘉琪和贺超兴, 1988
	川续断属 *Dipsacus*	二年生或多年生草本	欧洲、北非和亚洲	Clarke 和 Jones, 1981; 冯学锋等, 2000
	非洲缬草属 *Fedia*			Clarke, 1978; Patel 和 Skvarla, 1979
	七子花属 *Heptacodium*	落叶灌木或小乔木	中国	Donoghue, 1985; 徐根娣等, 2006
	蝟实属 *Kolkwitzia*	落叶灌木	中国	胡嘉琪和贺超兴, 1988
	鬼吹箫属 *Leycesteria*	落叶灌木或小灌木	喜马拉雅地区、缅甸等	Donoghue, 1985; Perveen 和 Qaiser, 2007a
	北极花属 *Linnaea*	常绿匍匐亚灌木	广布于北半球高寒地带	Punt 等, 1974; Donoghue, 1985
	忍冬属 *Lonicera*	直立灌木或矮灌木	北美洲、欧洲、亚洲和非洲北部的温带和亚热带地区	Punt 等, 1974; 徐根娣等, 2006; Perveen 和 Qaiser, 2007a; 朱丽等, 2007
	刺续断属 *Morina*	多年生草本	主要分布于南亚山地，西达欧洲地中海东部，东达中国西部	Blackmore 和 Cannon, 1983
	甘松属 *Nardostachys*	多年生草本	喜马拉雅地区	Clarke, 1978; Patel 和 Skvarla, 1979; Donoghue, 1985
	败酱属 *Patrinia*	多年生直立草本	亚洲东部至中部和北美洲西北部	Clarke, 1978; Patel 和 Skvarla, 1979
	Pterocephalodes			Erdtman, 1971; Mayer 和 Ehrendorfer, 2000
	蓝盆花属 *Scabiosa*	常为多年生草本	欧洲、亚洲、非洲南部和西部，主产地中海地区	Clarke 和 Jones, 1981
	毛核木属 *Symphoricarpos*	落叶灌木	15种产北美洲至墨西哥，1种产中国中南部	Donoghue, 1985; 胡嘉琪和贺超兴, 1988

续附录 1

科名 Family	属名 Genus	生活型 Biotype	分布 Distribution	花粉编码所引文献 References of pollen data
忍冬科 Caprifoliaceae	莛子藨属 *Triosteum*	多年生草本	亚洲中部至东部和北美洲	Donoghue, 1985
	双参属 *Triplostegia*	多年生直立草本	主产南亚、东南亚各国	Backlund 和 Nilsson, 1997
	缬草属 *Valeriana*	多年生草本	欧亚大陆、南美和北美中部	Clarke 和 Jones, 1977; Clarke, 1978; Patel 和 Skvarla, 1979; Perveen 和 Qaiser, 2007b
	野莴苣属 *Valerianella*	一年生草本	主产地中海地区，少数分布于北美和非洲	Clarke 和 Jones, 1977; Clarke, 1978; Patel 和 Skvarla, 1979; Perveen 和 Qaiser, 2007b
	锦带花属 *Weigela*	落叶灌木	东亚和美洲东北部	Donoghue, 1985; 胡嘉琪和贺超兴, 1988
	Zabelia			Erdtman, 1971
外类群 Paracryphiaceae	*Paracryphia*			Dickison 和 Baas, 1977
	Quintinia	乔木	东澳大利亚	Erdtman, 1971; Kodela, 2006
	Sphenostemon	小常绿乔木或灌木	澳大利亚	Erdtman, 1971

附录 2　本文选用的花粉性状和性状编码方式

Appendix 2　Characters examined and their coding

1. 萌发孔数目：0，two（二萌发孔）；1，three（三萌发孔）；2，more than three（三萌发孔以上）。
2. 萌发孔类型：0，colpate（具沟的，无内孔且萌发孔沟状）；1，colporate（具孔沟的，有内孔且外萌发孔沟状）；2，porate（具孔的，无内孔且萌发孔孔状）；3，pororate（具内孔的孔，有内孔且外萌发孔孔状）。
3. 花粉形状：0，oblate（扁球形，P/E<0.88）；1，subspheroidal（近球形，0.88≤P/E≤1.13）；2，prolate（长球形，P/E>1.13）
4. 花粉大小：0，small（较小，长轴<25 μm）；1，medium（中等大小，25 μm≤长轴≤50 μm）；2，large（较大，长轴>50 μm）。
5. 外壁纹饰：0，granulate（颗粒状）；1，verrucate（疣状）；2，echinate（刺状）；3，psilate（光滑）；4，reticulate（网状）；5，perforation（穿孔状）。

附录 3　性状编码矩阵，性状名称及编码规则请见附录 2

Appendix 3　Matrix of pollen morphological characters; character names and coding rules see appendix 2

属名 Genus	1	2	3	4	5	属名 Genus	1	2	3	4	5
Abelia	1	1	(0 1)	(1 2)	2	*Paracryphia*	1	1	1	1	4
Acanthocalyx	1	1	2	2	5	*Pterocephalodes*	1	0	2	2	2
Adoxa	(0 1)	1	(1 2)	(0 1)	4	*Quintinia*	(1 2)	1	1	0	0
Centranthus	1	1	1	2	2	*Sambucus*	(0 1)	1	(1 2)	(0 1)	4
Cryptothladia	1	1	2	2	5	*Scabiosa*	1	1	(1 2)	2	(2 5)
Diervilla	1	(1 3)	0	1	2	*Sinadoxa*	1	1	0	0	4
Dipelta	1	1	0	1	2	*Sphenostemon*	1	(1 2 3)	0	0	4
Dipsacus	1	(1 3)	1	2	(2 5)	*Symphoricarpos*	1	1	0	1	2
Fedia	1	0	2	2	2	*Tetradoxa*	1	1	0	(0 1)	4
Heptacodium	1	1	1	2	(0 2 4)	*Triosteum*	1	(1 2)	1	2	3
Kolkwitzia	1	1	1	1	2	*Triplostegia*	1	0	(0 1)	2	(2 5)
Leycesteria	1	0	1	2	2	*Valeriana*	1	1	1	(1 2)	2
Linnaea	(1 2)	1	(0 1)	1	2	*Valerianella*	(1 2)	1	1	(1 2)	(0 2 5)
Lonicera	(0 1 2)	(0 1)	(0 1)	(1 2)	(2 3 4)	*Viburnum*	(0 1 2)	1	(0 1 2)	(0 1)	4
Morina	1	3	2	2	(0 1 5)	*Weigela*	1	1	1	1	2
Nardostachys	1	0	(0 1)	2	(2 5)	*Zabelia*	1	1	(1 2)	2	3
Patrinia	1	0	(0 1)	2	2						